

Ueber den Einfluss der Temperatur
auf die
Entwicklung von Fisch-Eiern.

Von
Dr. J. Reibisch.

Hierzu Tafel VI.



Separatabdruck aus: Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der Biologischen Anstalt auf Helgoland. Abtheilung Kiel. Neue Folge. Band 6.

Kiel.
Druck von Schmidt & Klaunig.
1902.

Bei der Aufzucht von Süßwasserfischen aus künstlich befruchteten Eiern, besonders von Salmoniden, ist zuerst genauer auf die Beziehungen zwischen Temperatur und Dauer der Entwicklung geachtet worden, und zwar von Seth Green ¹⁾, der die Angabe macht, dass die Inkubationsdauer der Eier von *Salmo fontinalis* „bei 50° F 50 Tage in Anspruch nehme und für jeden Grad Fahrenheit wärmer oder kälter sich dementsprechend um 5 Tage verkürze oder verlängere“. Ueber die Konstanz der „Wärmesumme“ hat dann Metzger ²⁾ durch Untersuchungen an Lachs- und Forelleneiern Beobachtungen angestellt. Der Ausdruck Wärmesumme wird in der Klimatologie und Pflanzenphänologie allgemein angewandt und ist seinem Wesen nach identisch mit dem, was Heincke als Gradstunden bezeichnet.

In der Arbeit „Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. II“ von Fr. Heincke und E. Ehrenbaum ³⁾ macht ersterer auf die Bedeutung aufmerksam, die bei der Entwicklung der Fischeier ein Produkt aus der Inkubationsdauer und der mittleren Temperatur dadurch haben kann, dass dasselbe innerhalb gewisser Grenzen konstant ist. Für die Zeit wählt Heincke die Zahl der Stunden, die Temperatur wird in Graden C ausgedrückt. Auf Seite 222 derselben Arbeit wird dann ein Beispiel für *Pleuronectes flesus* besonders ausgeführt. Auf eine Anfrage bei Herrn Prof. Heincke theilte mir derselbe freundlichst mit, dass sich seine Erwähnung älterer Beobachtungen auf anderen Gebieten hauptsächlich auf Untersuchungen von A. J. Oettingen ⁴⁾ über pflanzenphänologische Berechnungsmethoden bezögen.

Im Winter 1900/1901 war ich im Auftrage von Herrn Prof. Hensen mit einer möglichst genauen Festlegung der einzelnen Entwicklungsstadien der Eier von *Pleuronectes platessa* beschäftigt und musste dabei natürlich den Einfluss der Temperatur auf die Inkubationsdauer wesentlich berücksichtigen. Da es nicht gelang, eine grössere Serie von Entwicklungen der genannten Form bei verschiedenen Temperaturen bis zum Ausschlüpfen der jungen Brut durchzuführen (besonders bei Temperaturen zwischen 0° und 2° C traten sehr bald abnorme Bildungen auf, die dann schnell abstarben), war es nothwendig, frühere Beobachtungsreihen für die Bestimmung des Temperatureinflusses heranzuziehen.

Für die folgenden Betrachtungen erscheint es vortheilhaft, nur mit Tagen und Bruchtheilen derselben in der ersten Dezimale zu rechnen, und ich ziehe es vor, an Stelle von

¹⁾ Trout-Culture. Rochester. N.Y. 1870. (citirt nach A. Metzger: Mittheilungen aus der Fischbrutanstalt der Kgl. Forstakademie Münden in „Mündener Forstliche Hefte“ Heft 7. Berlin 1895).

²⁾ Mittheilungen des Vereins zur Beförderung der Fischzucht im Regierungsbezirk Kassel. Bd. 1, H. 2. (1881).

³⁾ Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. N. F. 3. Bd. Abth. Helgoland. 1897. p. 217.

⁴⁾ Phänologie der Dorpater Lignosen. Archiv f. d. Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands. 2. Serie. Bd. VIII. 1882. p. 241—352.

Wärmesumme die in der praktischen Fischzucht jetzt allgemein übliche Bezeichnung Tagesgrade zu verwenden, die besser zum Ausdruck bringt, dass es sich hier eigentlich um ein Produkt, nämlich das aus der mittleren Tagestemperatur und der Anzahl der Tage, und nicht um eine Summe handelt.

Für *Pleuronectes platessa* liegt eine Reihe von Eientwickelungen bei 4 verschiedenen Temperaturen von Dannevig ¹⁾ vor. Er hat folgende Werthepaare gefunden: Die Inkubationsdauer beträgt bei

6°,	8°,	10°,	12° C
18 ¹ / ₄ ,	14 ¹ / ₃ ,	12,	10 ¹ / ₂ Tage.

Werden nach diesen Zahlen die Tagesgrade für *Pleuronectes platessa* gebildet, so ergibt sich folgende Reihe:

Bei 6°	109,5	Tagesgrade.
„ 8°	114,7	„
„ 10°	120,0	„
„ 12°	126,0	„

Die Abweichungen sind sehr beträchtlich, und es findet bei steigender Temperatur eine stetige Zunahme der Tagesgrade statt.

Bei anderen Fischarten, z. B. bei *Gadus morrhua* und *G. aeglefinus*, zeigt sich direkt die Unmöglichkeit, von einer annähernden Konstanz der auf diese Weise gewonnenen Tagesgrade zu sprechen. Denn, wie aus Angaben von Earll und von Dannevig hervorgeht, geht hier eine Entwicklung der Eier auch bei — 1° C vor sich, woraus natürlich auch ein negativer Werth für die Tagesgrade sich ergibt. Auch Forelleneier sollen sich bei 0° C entwickeln ²⁾: hier würde das Produkt aus Zeit und mittlerer Temperatur also auch 0 betragen können. Allerdings dürfte es schwierig sein, Eier von Süßwasserfischen, die fließendes Wasser für ihre Entwicklung brauchen, auf einer konstanten Temperatur von 0° zu erhalten. Die Möglichkeit des Steigens der Temperatur über 0° müsste ausgeschlossen sein, da in diesem Falle ja auch nur wenig höhere Temperaturen nicht durch entsprechend niedrigere compensirt werden könnten.

Dass die Tagesgrade unter solchen Umständen, d. h., wenn die Entwicklung sich bei 0° oder bei noch niedrigeren Temperaturen vollzieht, Werthe bekommen, die überhaupt keinen Sinn haben, liegt nun aber nicht etwa daran, dass die Tagesgrade jeder Bedeutung entbehrten, sondern ist einfach auf den Umstand zurückzuführen, dass der 0-Punkt unserer hunderttheiligen Skala für die Entwicklung von Fischeiern als Ausgangspunkt zur Bestimmung der Tagesgrade durchaus willkürlich gewählt ist. Es muss hier der auch in der Pflanzenphänologie, allerdings unter recht verschiedener Bedeutung, gebrauchte Begriff der Schwelle zur Anwendung gelangen, auf deren möglichst genaue Bestimmung bei jeder einzelnen Fischart es für die Gewinnung eines konstanten Werthes der Tagesgrade ganz wesentlich ankommt. Es fragt sich nun, ob sich aus einer Anzahl von Entwicklungsserien einer bestimmten Fischart ein Schwellenwerth bestimmen lässt, von dem aus gerechnet die Tagesgrade eine gewisse Konstanz zeigen.

¹⁾ 13. Annual Report of the Fishery Board for Scotland. Part III p. 149. Edinburgh 1895.

²⁾ v. d. Borne. Lehrbuch der Fischzucht.

Liegen nur 2 solche Entwicklungsserien vor, so ist die Bestimmung der Schwelle sehr einfach. Hat die Entwicklung bei t_1 Grad n_1 Tage gedauert, bei t_2 Grad n_2 Tage, so ergibt sich für die Schwelle x die Gleichung

$$(t_1 + x) n_1 = (t_2 + x) n_2$$

und hieraus

$$x = \frac{t_1 n_1 - t_2 n_2}{n_2 - n_1}$$

Ist t_1 hierbei die niedrigere Temperatur, so folgt

$$n_1 > n_2,$$

da niedrigere Temperaturen stets eine Erhöhung der Inkubationsdauer bedingen. Der Werth des Nenners ist in Folge dessen negativ, das Vorzeichen von x also dem des Zählers entgegengesetzt. Bei dem oben angeführten Beispiel von *Pleuronectes platessa* nehmen die Produkte bei steigender Temperatur zu, der Zähler wird also bei der Kombination irgend zweier Serien stets negativ, x mithin positiv. Da nun t_1 und t_2 Grade der hunderttheiligen Skala von 0° aus gerechnet sind, so muss die Schwelle in diesem Falle auf $-x^\circ \text{C}$ verlegt werden; denn die Entfernung der beiden Temperaturen t_1 und t_2 von der Schwelle ist je um $+x^\circ \text{C}$ grösser als die Entfernung vom Nullpunkt.

Stehen für die Bestimmung von x mehr als 2 Beobachtungsreihen zur Verfügung, so erhält man natürlich nicht nur einen Werth von x , sondern so viele, als Kombinationen unter der Anzahl der Beobachtungsreihen möglich sind. Sind also m solche Reihen ausgeführt, so ergeben sich $\frac{m(m-1)}{2}$ Werthe für x . Es fragt sich nun, ob diese einzelnen Werthe genügend gut mit einander übereinstimmen, um aus ihnen einen Mittelwerth als Schwelle für sämtliche Temperaturen ableiten zu können, oder ob sich Abweichungen unter denselben zeigen, die nicht auf Fehler bei der Temperaturablesung oder auf eine mangelhafte Bestimmung der einzelnen Tagesmittel zurückgeführt werden können. Ist eine Erklärung der Abweichungen durch Annahme geringer Beobachtungsfehler ausgeschlossen, so liegt natürlich die Möglichkeit vor, auf rechnerischem Wege einen Mittelwerth für x zu gewinnen; derselbe würde aber dann als Ausgangspunkt für eine Konstanz der Tagesgrade ohne jede Bedeutung sein. Man würde nur eine Reihe von Zahlen erhalten, welche für das biologische Verhalten scheinbar ein Gesetz ergäben, in das sich jedoch die wirklich beobachteten Thatsachen nicht würden hineinzwängen lassen.

Aus den oben angeführten 4 Serien für *Pleuronectes platessa* muss man durch Kombination 6 Werthe für x erhalten, die alle nach der für 2 Serien angegebenen Gleichung zu berechnen sind. Man erhält

$$1,3 \quad 1,7 \quad 2,1 \quad 2,3 \quad 3,0 \quad 4,0.$$

Diese Zahlen weichen zum Theil sehr beträchtlich von einander ab, es lässt sich aber zeigen, dass die Verschiedenheiten auf relativ geringen Beobachtungsfehlern beruhen können. Das arithmetische Mittel aus den 6 Werthen beträgt 2,4. Als Schwelle, von der aus die Temperatur zur Bildung der Tagesgrade zu zählen wären, ergibt sich hiernach $-2,4^\circ \text{C}$ und anstatt der Temperaturen von 6° , 8° , 10° und 12° sind deshalb 8,4, 10,4, 12,4 und 14,4 als Faktoren einzusetzen. Für die Tagesgrade erhält man dann

bei 6° C	153,3,	nämlich	$(6 + 2,4) \cdot 18\frac{1}{4}$
„ 8°	149,1	„	$(8 + 2,4) \cdot 14\frac{1}{3}$
„ 10°	148,8	„	$(10 + 2,4) \cdot 12$
„ 12°	151,2	„	$(12 + 2,4) \cdot 10\frac{1}{2}$

Das arithmetische Mittel aus diesen Tagesgraden beträgt 150,6, und von diesem liegen die einzelnen Werthe nicht mehr weit entfernt.

Theilt man das so gewonnene Mittel durch die Anzahl der Tage, so ergeben sich, natürlich immer unter Berücksichtigung von $-2,4^{\circ}\text{C}$ als Schwellentemperatur, die folgenden Tagesmittel:

5,9° C,	8,1°	10,2°	11,9°
anstatt 6,0°,	8,0°	10,0°	12,0°

Diese weichen aber nur um je $0,1^{\circ}\text{C}$, in einem Falle um $0,2^{\circ}$ von den von Dannevig gegebenen Tagesmitteln ab, was schon deshalb nicht ins Gewicht fällt, weil die Temperaturangaben in dem angezogenen Beispiel ja auf ganze Grad C abgerundet sind, die Abrundung allein daher schon für die relativ grosse Abweichung der einzelnen Werthe von x verantwortlich gemacht werden kann.

Hierbei ist noch die Voraussetzung gemacht, dass die Inkubationsdauer ganz genau bestimmt ist. Eine solche genaue Bestimmung ist aber überhaupt nicht erreichbar, denn das Ausschlüpfen der jungen Fische aus gleichzeitig befruchteten und in demselben Zuchtgefäss unter gleichen Bedingungen entwickelten Eiern findet keineswegs gleichzeitig statt, sondern vertheilt sich auf eine längere Zeitdauer, die sich beispielsweise bei *Pleuronectes platessa* bei einer mittleren Inkubationsdauer von 20 Tagen schon auf 4 bis 5 Tage erstrecken kann. Allerdings schlüpft die Mehrzahl der Fischchen innerhalb eines verhältnissmässig kurzen Zeitraumes aus. Warum ein gleichzeitiges Ausschlüpfen unter ganz gleichen Bedingungen überhaupt nicht zu erwarten ist, wird weiter unten ausgeführt werden.

Man ist also darauf angewiesen, den Zeitpunkt zu bestimmen, an dem die meisten Larven die Eihüllen verlassen, und hier ist die Wahrscheinlichkeit einer nicht ganz korrekten Bestimmung jedenfalls viel grösser als bei einer einzelnen Temperaturablesung und vielleicht eben so gross als bei der Festlegung des Tagesmittels. Bei den von Dannevig gegebenen Zahlen erhält man aber auch unter der Annahme, dass die Temperaturen ganz genau bestimmt sind, für die Inkubationsdauer nur unbedeutende Abweichungen. Dividirt man das Mittel der Tagesgrade über der Schwelle $-2,4^{\circ}\text{C}$ durch die einzelnen Temperaturmittel, so ergeben sich an Stelle der beobachteten Inkubationsdauer von

18 $\frac{1}{4}$,	14 $\frac{1}{3}$,	12	und 10 $\frac{1}{2}$ Tagen
17,9,	14,5	12,2	und 10,5 Tage,

bei der längsten Inkubationsdauer also nur eine Abweichung von etwa 8 Stunden.

Aus dem Umstande, dass trotz der 6 zwischen $-1,3^{\circ}\text{C}$ und -4°C schwankenden Schwellenwerthe bei *Pleuronectes platessa* bei der Annahme einer Schwelle von $-2,4^{\circ}\text{C}$ nur geringe Abrundungsfehler in der Bestimmung der Temperatur angenommen zu werden brauchen, um einen konstanten Werth für die Tagesgrade zu erhalten, geht hervor, dass für

die rechnerische Festlegung der Schwelle auch starke Abweichungen der einzelnen Werthe von x nicht von schädlichem Einfluss sind, wenn nur eine genügende Anzahl von Beobachtungsreihen vorliegt, so dass sich die Schwelle als Mittel aus entsprechend vielen Einzelzahlen ergibt.

Oben sind die korrigirten Tagesmittel in dem angezogenen Beispiel auf $0,1^{\circ}\text{C}$ abgerundet, und schon diese Abrundung, die im ungünstigsten Falle $0,05^{\circ}$ beträgt, kann bei der Berechnung recht erhebliche Differenzen unter den einzelnen Werthen von x hervorrufen.

Liegen die Temperaturmittel der einzelnen Entwicklungsreihen ziemlich weit aus einander, so können schon 2 dieser Reihen zur Bestimmung der Schwelle verwendet werden, aber ein solches Resultat ist immerhin beeinflusst von den unbekannten Ablesungsfehlern bei der Temperaturmessung und wohl noch häufiger durch eine nicht genügend genau ausgeführte Bestimmung der Tagesmittel. Für *Pleuronectes platessa* würde man aus den Dannevig'schen Angaben für 6° und 12°C eine Schwelle von $-2,1^{\circ}\text{C}$ finden. Jedenfalls ist es von Vortheil, wenn eine grosse Zahl von Entwicklungsreihen vorliegt, denn dann wird die Wahrscheinlichkeit, dass zu hohe Werthe von x durch entsprechende niedere ausgeglichen werden, immer grösser.

Nun ist es eine schon öfters hervorgehobene Thatsache, die sich ausserdem bei jedem neuen Versuche in dieser Richtung aufdrängt, dass bei relativ hohen wie niederen Temperaturen die Zahl der nicht bis zum Ausschlüpfen der jungen Fische sich entwickelnden Eier eine verhältnissmässig sehr hohe ist, während sich bei der Entwicklung bei mittleren Temperaturen meist nur ein recht geringer Ausfall zeigt. Auch weichen gleichaltrige Embryonen, die bei weniger günstigen Temperaturen sich entwickelt haben, häufig ziemlich beträchtlich von einander ab, und es muss auch für diejenigen dieser jungen Fischchen, die bis zum Ausschlüpfen gebracht werden konnten, die Bestimmung des mittleren Zeitpunktes des Ausschlüpfens noch viel ungenauer ausfallen, als dies bei der auch unter günstigen Umständen innerhalb recht weiter Grenzen sich bewegenden Inkubationsdauer ohnedies der Fall ist. Liegen also bei einer grösseren Zahl von Entwicklungsreihen solche vor, die bei sehr weit auseinander liegenden Temperaturen gewonnen sind, so ist es unter Umständen von Vortheil, wenn man die extremsten Werthe bei der Berechnung der Schwelle nicht berücksichtigt.

Einen guten Anhalt dafür, welche Entwicklungsreihen man bei der Berechnung der Schwelle nicht mit verwenden soll, geben die einzelnen Werthe, die für x aus der Kombination der verschiedenen Entwicklungsreihen folgen. Zeigen sämmtliche x , die sich durch Zusammenstellung einer Reihe mit den übrigen ergeben, eine mehr oder weniger grosse Abweichung vom Mittel nach einer Richtung hin, so ergibt sich, dass bei der betreffenden Temperatur und der zugehörigen Inkubationsdauer auch bei jeder mittleren Schwelle ein Werth für die Tagesgrade herauskommen muss, der beträchtlich von dem für die anderen Temperaturen gewonnenen abweicht. Ein Beispiel möge dies erläutern.

Für *Gadus morrhua* hat Dannevig die Inkubationsdauer für 9 verschiedene Temperaturen angegeben. Es entspricht hierbei einer Temperatur von

$-1^{\circ}, +3^{\circ}, 4^{\circ}, 5^{\circ}, 6^{\circ}, 8^{\circ}, 10^{\circ}, 12^{\circ}, 14^{\circ}\text{C}$

eine Inkubationsdauer von

42, 23, 20,5, 17,5, 15,5 12,75, 10,5, 9,7, 8,5 Tagen.

Die Tagesgrade über der Schwelle 0° zeigen hier ebenfalls eine kontinuierlich steigende Reihe:
 $-42, +69,0, 82,0, 87,5, 93,0, 102,0, 105,0, 116,0, 119,0.$

Aus den 9 Serien ergeben sich 36 Werthe für x .

Bezeichnet man die einzelnen Serien der Reihe nach mit den Buchstaben a bis i , so berechnet sich beispielsweise aus der Kombination von a mit b der Werth von x_1 aus der Gleichung

$$(-1 + x_1) 42 = (3 + x_1) 23,$$

woraus $x_1 = 5,8$ folgt. Die Kombination ac ergibt auf gleiche Weise für x_2 ebenfalls 5,8. So erhält man aus den einzelnen Kombinationen die folgenden zugehörigen Werthe von x :

ab	ac	ad	ae	af	ag	ah	ai	bc	bd	be	bf	bg	bh	bi	cd	ce	cf	cg	ch
5,8	5,8	5,3	5,1	4,9	4,7	4,9	4,8	5,2	3,4	3,2	3,2	2,9	3,5	3,4	1,8	2,2	2,6	2,3	3,1
ci	de	df	dg	dh	di	ef	eg	eh	ei	fg	fh	fi	gh	gi	hi				
3,1	2,8	3,1	2,5	3,6	3,5	3,3	2,4	3,9	3,7	1,3	4,5	4,0	13,2	7,0	2,6				

Hieraus würde sich für x ein Mittel von 4,0 ergeben, und die Schwelle wäre auf -4° C zu verlegen. Man sieht aber auf den ersten Blick, dass sämtliche Kombinationen mit a sehr hohe Werthe von x zeigen, die ausnahmslos nicht unbeträchtlich über dem Mittel liegen. Scheidet man daher die Serie a aus, so findet sich eine Schwelle von $-3,6^{\circ}$ C. Nun sind allerdings noch 2 abnorm hohe x bei den Kombinationen gh und gi vorhanden. Eine einfache Ausscheidung dieser beiden Kombinationen ist natürlich unzulässig, denn die übrigen Kombinationen mit g ergeben durchweg ziemlich niedrige Werthe. Eine Erklärung der starken Abweichung jener beiden x ist leicht zu finden. Die Tagesgrade über der Schwelle 0° für die Temperaturen 8° , 10° , 12° und 14° sind 102, 105, 116 und 119. Bei gleichen Temperaturintervallen müsste aber, auch über jeder beliebigen anderen Schwelle, die Reihe der Tagesgrade einigermaßen stetig verlaufen, d. h. die Differenzen müssten stetig ab- oder zunehmen. Man kann also mit Bestimmtheit annehmen, dass, wenn auch die Temperaturen 8° und 14° sowie die zugehörigen Inkubationsdauern ziemlich genau bestimmt sind, bei den Serien für 10° und 12° die Angaben einen nicht allzu hohen Grad von Genauigkeit zeigen. Da sich aber die Abweichungen nach beiden Seiten hin vertheilen, so müssen sich die Fehler für die einzelnen Werthe von x bei der Bestimmung des Mittelwerthes bis zu einem gewissen Grade ausgleichen.

Aus den von Dannevig für *Gadus morrhua* angegebenen Inkubationsdauern bei bestimmten Temperaturen, die ja schon deshalb wie bei *Pleuronectes platessa* nicht ganz genau sein können, da sie auf ganze Grad C abgerundet sind, erhält man nach dem Obigen als wahrscheinlichste Schwelle $-3,6^{\circ}$ C, und als Tagesgrade, unter Berücksichtigung dieser Schwelle

bei 3° ,	4° ,	5° ,	6° ,	8° ,	10° ,	12° ,	14°
151,8	155,8	159,5	148,8	147,9	142,8	150,8	149,6,

woraus sich ein Mittel von 149,8 Tagesgraden ergibt.

Berechnet man aus diesem Mittel, wie oben bei *Pleuronectes platessa*, die mittleren Temperaturen unter der Voraussetzung, dass die Inkubationsdauer stets richtig bestimmt ist, so erhält man statt der angegebenen Temperaturen von

3° ,	4° ,	5° ,	6° ,	8° ,	10° ,	12° ,	14°
---------------	---------------	---------------	---------------	---------------	----------------	----------------	--------------

die folgenden: $2,9^{\circ}$ $3,7^{\circ}$ $5,0^{\circ}$ $6,1^{\circ}$ $8,1^{\circ}$ $10,7^{\circ}$ $11,9^{\circ}$ $14,0^{\circ}$.

Hier würde nur $10,7^{\circ}$ für 10° bei der Abrundung auf ganze Grad C eine Abweichung von 1° ergeben, alle anderen würden übereinstimmen. Dass es gerade der Werth von 10° ist, der einer grösseren Korrektur bedarf, ist, wie mir scheint, ein Beweis für die Zuverlässigkeit der angewandten Methode, denn er gehört der Reihe *g* an, welche die beiden abnorm hohen *x* enthielt, und deren Tagesgrade über der Schwelle 0° die Stetigkeit in der Reihe der Tagesgrade auffällig unterbrach. Für -1° C, welches bei der Berechnung der Schwelle unberücksichtigt bleiben musste, und für das als Inkubationsdauer 42 Tage angegeben sind, würde ein Werth von $0,0^{\circ}$ einzusetzen sein.

Die Abweichungen in der Zeit unter der Voraussetzung richtiger Temperaturbestimmung ersieht man aus folgender Zusammenstellung. Statt

23, 20,5, 17,5, 15,5, 12,75, 10,5, 9,7, 8,5 Tagen

würden 22,6, 19,7, 17,4, 15,6, 12,9, 11,0, 9,6, 8,5

folgen, worin sich ebenfalls nur unbedeutende Abweichungen bemerkbar machen. Nur für 42 Tage bei einer Durchschnittstemperatur von -1° C würden sich 57,6 Tage ergeben, woraus wohl mit Sicherheit geschlossen werden darf, dass die Veranlassung zu diesem abweichenden Ergebniss nicht in einem stärkeren Beobachtungsfehler, sondern in dem Umstande zu suchen ist, dass bei einer Temperatur von -1° C die Entwicklung von *Gadus morrhua* keine normale mehr ist.

Für *Gadus morrhua* liegt noch eine andere Reihe von Bestimmungen der Inkubationsdauer, und zwar bei 7 verschiedenen Temperaturen, vor. Diese Beobachtungen von Earll¹⁾ können als Kontrolle zu den obigen Berechnungen dienen. Die Temperaturen sind in diesem Falle in Grad Fahrenheit angegeben. Für die Berechnung der Tagesgrade ist es natürlich gleichgiltig, ob man, immer über der gleichen Schwelle, die Centesimalskala, die Réaumur'sche oder die nach Fahrenheit verwendet; die erhaltenen Werthe sind dann nicht identisch, lassen sich aber durch die bekannten Koeffizienten direkt in einander überführen. In dem vorliegenden Beispiel ist es vorzuziehen, die Rechnung zunächst in Fahrenheit auszuführen, und erst das Endresultat in Grad C umzurechnen, da sich so die Fehler bei der Abrundung auf $0,1^{\circ}$ C während der Berechnung nicht geltend machen.

Earll führt folgende Zahlen an:

Bei 31° , 33° , 34° , 36° , 38° , 41° , 45° F

beträgt die Inkubationsdauer

50, 34, 31, 24, 20, 16, 13 Tage.

Wählt man als Schwelle für die Bestimmung der Tagesgrade 0° F, was eben so willkürlich ist als 0° C, so erhält man für die oben angegebenen Temperaturen der Reihe nach die folgenden Tagesgrade:

1550 1122 1054 864 760 656 585.

Die Tagesgrade bilden hier eine fallende Reihe. Daraus folgt, dass die Schwelle von 0° F zu niedrig ist, ein Ergebniss, das natürlich von vornherein erwartet werden musste. Die einzelnen

¹⁾ Report of the Commissioner. Part VI for 1878. Washington 1880. p. 724.

Werthe von x müssen hiernach negativ ausfallen. Werden die einzelnen Serien wieder der Reihe nach mit a bis g bezeichnet, so erhält man für x die folgenden 21 Zahlen:

ab	ac	ad	ae	af	ag	bc	bd	be	bf	bg
— 26,8	— 26,1	— 26,4	— 26,3	— 26,3	— 26,1	— 26,0	— 25,8	— 25,9	— 25,9	— 25,6
cd	ce	cf	cg	de	df	dg	ef	eg	fg	
— 27,1	— 26,7	— 26,5	— 26,0	— 26,0	— 26,0	— 23,5	— 26,0	— 25,0	— 23,7	

Das Mittel aus diesen Werthen ist — 25,9, die Schwelle ist also auf + 25,9° F zu verlegen, was einer Temperatur von — 3,4° C entspricht.

Aus den Dannevig'schen Zahlen hatte sich eine Schwelle von — 3,6° C ergeben, die Uebereinstimmung ist also eine sehr gute. Die Differenz von 0,2° C kann sehr wohl auf der Verwendung zweier verschiedener Thermometer beruhen. Es hat überhaupt immer etwas missliches, die Untersuchungen verschiedener Beobachter in eine Reihe zu bringen. Die Abweichungen der verschiedenen Thermometer sind gelegentlich sehr gross, und Differenzen bis zu $\frac{1}{2}$ ° C sind, besonders bei sogenannten Badethermometern, wie sie ja von praktischen Fischzüchtern häufig verwendet werden, nichts seltenes. Innerhalb geringerer Grenzen (etwa 0,1° C) gilt dies sogar auch für die Normalthermometer der verschiedenen Nationen, da die Ausdehnung der als „Normalglas“ bezeichneten Sorten oftmals recht verschieden ist und, was am störendsten wirkt, sich keineswegs der Temperatur proportional ändert. Jedenfalls müssen von den beiden angezogenen Beispielen die Beobachtungen von Earll als die genaueren angesehen werden, denn die Abrundung auf ganze Grad Fahrenheit lässt eine fast doppelt so grosse Genauigkeit zu, als die auf Grade der Centesimalskala; ausserdem zeigen die einzelnen Werthe von x nur verhältnissmässig geringe Abweichungen von einander.

In Centesimalgrade umgewandelt erhält man aus den Earll'schen Zahlen, unter Berücksichtigung der Schwelle von — 3,4° C, die folgende Zuordnung:

Bei — 0,6	+ 0,6	1,1	2,2	3,3	5,0	7,2° C ist die Inkubationsdauer
50	34	31	24	20	16	13 Tage,

und die Tagesgrade betragen

140,0	136,0	139,5	134,4	134,0	134,4	137,8,
-------	-------	-------	-------	-------	-------	--------

woraus sich ein Mittel von 136,6 Tagesgraden ergibt, während sich dasselbe bei Dannevig zu 149,8 berechnete. Diese beträchtliche Abweichung ist zum kleineren Theile auf die etwas niedrigere Schwelle bei Dannevig zurückzuführen; die Hauptursache liegt vielmehr darin, dass Dannevig durchgehends (mit Ausnahme der Temperatur von — 1° C) grössere Inkubationsdauern angiebt als Earll. Wenn man nicht annehmen will, dass die von Dannevig angewandten Thermometer über 0,5° C mehr gezeigt haben, könnte die Ursache auch darin vermuthet werden, dass die Bestimmung des Tagesmittels von beiden Beobachtern in verschiedener Weise ausgeführt worden ist, und zwar so, dass von Dannevig, vielleicht bei grösserer täglicher Schwankung in der Temperatur, die Minima nicht genügend berücksichtigt worden sind. Aber es liegt auch die Möglichkeit vor, dass die von Dannevig zu seinen Untersuchungen verwandten Eier im

Mittel einen etwas grösseren Durchmesser gehabt haben, als die, welche Earll zur Verfügung standen. Hierauf soll weiter unten nochmals zurückgekommen werden.

Die praktische Bedeutung der Konstanz der Tagesgrade wird von denen, die sich mit der Aufzucht von Süsswasserfischen beschäftigen, schon genügend gewürdigt. So wird z. B. der Zeitpunkt, an welchem angebrütete Fischeier am besten zu versenden sind, wenn sie in einem Wasser von bekannter Temperatur zu einer bestimmten Zeit ausschlüpfen sollen, durch Berechnung nach Tagesgraden bestimmt. In Bezug auf Seefische führt Heincke aus, dass man, die Konstanz der Tagesgrade für jede Fischspecies vorausgesetzt, auch die Dauer der Entwicklung der Eier in den verschiedenen Meerestheilen und zu den verschiedenen Jahreszeiten berechnen kann, wenn die mittlere Wassertemperatur für diese Zeit bekannt ist.

Man kann hierin aber noch weiter gehen. Die einzelnen Stadien der Entwicklung sind besonders bei denjenigen Arten, die keine allzu grosse Inkubationsdauer zeigen, oft schon nach kurzen Zwischenräumen deutlich von einander zu unterscheiden. Es kann nun unter Umständen von Werth sein, zu bestimmen, wann Eier, die man auf hoher See treibend angetroffen hat, abgelegt worden sind. Zu diesem Zweck ist es nothwendig, die aufgefischten Eier mit solchen vergleichen zu können, bei denen die Tagesgrade für die betreffenden Stadien mit einiger Genauigkeit festgestellt worden sind. Wenn dann auch die Temperatur in dem in Frage kommenden Meerestheile für die vorausgegangenen Tage bekannt ist, so bietet die Bestimmung des Zeitpunktes der Eiablage, eventuell auch die Festsetzung der Dauer des Laichgeschäftes für die betreffende Gegend, keine Schwierigkeit. Für *Pleuronectes platessa* ist auf Tafel VI eine Reihe von Photographieen der einzelnen Entwicklungsstadien dargestellt. Die Entwicklung geschah bei einer durchschnittlichen Temperatur von $4,8^{\circ}$ C. Als Schwelle ist die aus Dannevig's Beobachtungen sich ergebende Temperatur von $-2,4^{\circ}$ C angenommen; die Tagesgrade bis zum Ausschlüpfen betragen hiernach 150,6. Die unter den einzelnen Abbildungen stehenden Zahlen bezeichnen die Tagesgrade, die dem Ei zugeführt werden mussten, um das betreffende Stadium zu erzielen. Bei diesem Versuch waren bis zum Abend des 21. Tages erst wenige Larven ausgekrochen, während im Laufe des 22. Tages die Mehrzahl ihre Hüllen verlassen hatte, was mit den Dannevig'schen Angaben genau übereinstimmt, da am Ende des 21. Tages die Tagesgrade eine Höhe von 147,7 erreicht hatten, am 22. auf 155,9 gestiegen waren.

Aus der folgenden Tabelle, welche die beobachteten Mitteltemperaturen und die hieraus berechneten Tagesgrade für die auf der Tafel abgebildeten Eier enthält, kann die Dauer der Entwicklung der einzelnen Stadien für jede beliebige Mitteltemperatur bestimmt werden. Steht das zu untersuchende Ei z. B. zwischen den Stadien 80,8 und 87,5 der Tafel, so sind bis dahin etwa 84 Tagesgrade erforderlich gewesen. Bei einer mittleren Temperatur von 3° C muss wegen der Schwelle von $-2,4^{\circ}$ diese Zahl durch 5,4 getheilt werden, was für die Entwicklung von der Befruchtung an einen Zeitraum von etwa 15,6 Tagen ergibt.

Zahl der Tage:	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Tagesmittel:	5,0	4,4	4,2	4,5	4,6	4,6	4,6	4,6
Tagesgrade:	7,4	14,2	20,8	27,7	34,7	41,7	48,7	55,7

Zahl der Tage:	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.
Tagesmittel:	4,3	4,2	4,2	2,8	4,3	4,4	4,8	5,2
Tagesgrade:	62,4	69,0	75,6	80,8	87,5	94,3	101,5	109,1

Zahl der Tage:	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.
Tagesmittel:	4,7	5,3	5,6	5,5	5,5	5,8	6,0	5,9
Tagesgrade:	116,2	123,9	131,9	139,8	147,7	155,9	164,3	172,6

Die Ursachen dafür, dass der Werth der Tagesgrade innerhalb gewisser Grenzen schwankt, liegt einmal in der Ungenauigkeit der angewandten Beobachtungsmethoden und dann in bestimmten Eigenschaften der Eier selbst.

Eine genaue Bestimmung der Mitteltemperatur bietet jedenfalls nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten. Am sichersten würde ja die Anwendung eines registirenden Thermometers zum Ziele führen. Ein solcher Apparat, der übrigens mit der grössten Genauigkeit gearbeitet sein muss, wenn er zuverlässig funktionieren soll, wird aber nur in den seltensten Fällen zur Verfügung stehen. Man wird sich deshalb wohl meist damit begnügen, die Temperatur einige Male täglich mit einem genau geprüften Quecksilberthermometer festzustellen. Bei denjenigen Eiern, die zu ihrer Entwicklung nothwendig fliessendes Wasser gebrauchen, ist es bei der Anwendung dieser Methode freilich recht schwierig, annähernd richtige Mittelwerthe zu erhalten. Das Maximum bez. das Minimum braucht durchaus nicht immer auf dieselbe Tageszeit zu fallen. Es kann ja beispielsweise das Wasser nur aus einem ganz flachen, ein paar Kilometer durch Wiesen ziehenden Bach entnommen werden. Dann wird die Zeit des Temperaturmaximum in hohem Grade von der Bewölkung beeinflusst. Scheint die Sonne am Vormittag und ist der Himmel am Nachmittag bewölkt, so muss das Maximum eher eintreten, als wenn das Umgekehrte der Fall ist. Auch ein warmer Regen kann leicht verändernd auf den regulären Verlauf der Temperatur einwirken. Da bei einigermassen genauen Beobachtungen die Temperatur aber möglichst immer zu denselben Tageszeiten bestimmt wird, so muss man in diesem Falle sehr häufig und regelmässig ablesen, auch in den Nachtstunden, damit alle Aenderungen genau registriert werden können. Diese Schwierigkeiten bieten sich aber nur bei einigen Süsswasser-Laichern, wie z. B. bei den Salmoniden. Die Eier von Fischen, die im Meere ihren Laich absetzen, lassen sich meist in abgeschlossenen nicht allzu grossen Gefässen zur Entwicklung bringen, und in diesem Falle macht es auch nur geringe Schwierigkeiten, eine möglichst konstante Temperatur, deren Maximum und Minimum sich ausserdem im Laufe des Tages kaum verschiebt, zu erreichen. Zu diesem Zweck lässt man vorthellhaft das zu Brutzwecken dienende Gefäss von Wasser umfliessen, das nur geringen Temperaturschwankungen ausgesetzt ist. Natürlich muss dafür gesorgt werden, dass auch der Raum, in dem die Beobachtungen angestellt werden, gleichmässig temperirt ist und dass er zum mindesten nicht dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt ist. Im physiologischen Institut der Kieler Universität wird zur Umspülung Leitungswasser verwendet, das gerade in den hauptsächlich in Frage kommenden Monaten Januar bis März eine recht gleichmässige Temperatur zeigt, die im Laufe von 24 Stunden selten um mehr als $0,2^{\circ}\text{C}$ schwankt. Die niedrigste Temperatur ist am Vormittag, und erst am Nachmittag gegen 5 oder

6 Uhr tritt in der Regel ein schwaches Maximum auf. Unter solchen Umständen kann man sich mit 2 Ablesungen am Tage begnügen.

Wie kommt es nun, dass aus Eiern, die von einem Weibchen stammen, gleichzeitig mit dem Samen eines Männchens befruchtet und in ein und demselben Gefäss, also unter möglichst gleichartigen Bedingungen, zur Entwicklung gebracht worden sind, die jungen Fische nicht alle zur gleichen Zeit ausschlüpfen? Dannevig hat beispielsweise angegeben, dass bei *Pleuronectes platessa* sich bei einer mittleren Temperatur von 10° das Ausschlüpfen auf 4 Tage vertheilte: am 11. Tage kamen 9 Fischchen heraus, am 12. 29, am 13. 10 und am 14. noch 2. Hiernach muss man die mittlere Zeit des Ausschlüpfens ungefähr auf den Mittag des 12. Tages verlegen. Ich habe bei derselben Art ganz ähnliche Erfahrungen gemacht. Allerdings habe ich die Zahl der ausschlüpfenden Fischchen nicht festgestellt, da in dem Brutgefäss viele hunderte von Eiern waren. Jedenfalls verliess die bei weitem grösste Zahl aller Fischchen die Eier innerhalb eines Tages, aber schon 2 Tage vorher wie noch 2 Tage hinterher konnte das Ausschlüpfen einzelner Embryonen festgestellt werden. Die mittlere Temperatur betrug bei diesem Versuch, wie oben angegeben, $4,8^{\circ}$ C, die Inkubationsdauer 22 Tage.

Das Ausschlüpfen kommt in der Weise zu Stande, dass das Fischchen im Ei zunächst schwächere und allmählich immer stärkere Bewegungen macht. Durch diese Bewegungen wird ein wechselnder Druck auf die Eihaut ausgeübt, bis dieselbe zum Platzen kommt. Nun konnte ich folgende Beobachtung machen. Die ersten Fischchen, die auskrochen, zeigten nur ganz schwache Bewegungen; sie machten in der Regel nur ein paar kräftige, zuckende Bewegungen, die jedenfalls dadurch hervorgerufen wurden, dass der Streckung des Körpers kein Hinderniss mehr entgegengesetzt wurde. Dann sanken sie sehr bald zu Boden, wo sie auf der Seite liegen blieben. An den anderen Eiern, aus denen die Jungen erst später ausschlüpften, war kein Unterschied im Verhalten der Embryonen wahrzunehmen. Die Fischchen machten in längeren Zwischenräumen ebenfalls schwache Bewegungen, aber zum Auskriechen kamen sie nicht. Erst als nach ein oder zwei Tagen kräftigere Bewegungen eintraten, schlüpften auch diese jungen Fischchen aus ihren Eiern und es geschah dies, wie oben bemerkt, bei den meisten Larven ziemlich zu der gleichen Zeit. Mittlerweile hatte nun auch die Brut, die ein oder zwei Tage früher das Ei verlassen hatte, eine grössere Beweglichkeit angenommen, und es war nun kein Unterschied mehr zwischen den früher und später ausgeschlüpfen Larven wahrzunehmen. Die wenigen Fischchen, die zu dieser Zeit noch in den Eiern zurückgeblieben waren, machten zwar durch intensive Bewegungen entschiedene Anstrengungen, die Freiheit zu gewinnen, doch gelang dies eben erst nach Verlauf von weiteren 2 Tagen, während andere überhaupt nicht im Stande waren, ihre Hüllen zu sprengen und im Ei abstarben.

Es liegt nun auf der Hand, dass es sich bei diesen weiten Schwankungen in der Inkubationsdauer hauptsächlich um eine verschiedene Widerstandsfähigkeit der Eihaut handelt. Diese Widerstandsfähigkeit ist bei der Mehrzahl der Eier die gleiche, und zwar ist dieselbe so abgestimmt, dass zu der Zeit, wenn die Fischchen denjenigen Grad von Beweglichkeit erlangt haben, bei dem sie sich selbstständig im Wasser bewegen können, die Hülle gesprengt werden kann. Dass es keinen ersichtlichen Schaden für die junge Brut macht, ob sie etwas früher

oder später ausschlüpft, hängt jedenfalls damit zusammen, dass die Fischchen meist noch längere Zeit nach dem Ausschlüpfen keine Nahrung zu sich nehmen. Erst kurz ehe die Dotterblase vollständig resorbiert ist, beginnen die Jungen, sich selbstständig ihre Beute zu suchen. In der Freiheit sind vielleicht die zeitiger ausgekommenen Larven ihren Geschwistern gegenüber im Nachtheil; denn sie werden, wenn sie auf dem Boden liegen, leichter zur Beute von Feinden werden, die den Grund beständig nach Nahrung absuchen. Besonders in der Nähe der Küste sind solche Thiere oftmals häufiger als die, welche als Nahrung schwimmende Organismen von der Grösse von Fischlarven zu sich nehmen.

Nun ist aber noch ein anderer Grund vorhanden, der ein ungleichzeitiges Ausschlüpfen veranlassen muss. Es ist eine bekannte Thatsache, dass die Inkubationsdauer um so länger ist, je grösser das Ei ist, vorausgesetzt natürlich, dass die Brut bei ungefähr der gleichen Entwicklungsstufe ausschlüpft. Der Durchmesser der Eier ist aber auch bei ein- und derselben Art oftmals sehr schwankend, wie dies unter anderen Hensen und Apstein¹⁾ und in noch weiterem Umfange Heincke und Ehrenbaum²⁾ hervorgehoben haben. Diese letzteren geben für 200 pelagisch gefischte Eier von *Pleuronectes platessa* die Variationsbreite des Durchmessers von 1,7 bis 2,1 mm an. Bei 100 auf künstlichem Wege befruchteten Eiern eines Weibchens ist der Unterschied im Durchmesser nicht so gross, immerhin schwankt er von 1,7 bis 1,9 mm.

Ein solcher Unterschied kann nicht ohne Einwirkung auf die Dauer der Entwicklung bleiben. Denn die Oberfläche nimmt nur im Quadrat, das Volumen dagegen in der 3. Potenz des wachsenden Durchmessers zu. Durch die Eihaut nimmt aber das Ei ununterbrochen den zur Entwicklung nötigen Sauerstoff zu sich und es werden durch dieselbe auch die hauptsächlichsten Zersetzungsprodukte des Stoffwechsels ausgeschieden. Während das Volumen bei dem zuletzt angeführten Beispiel bei dem Ei mit grösserem Durchmesser etwa um das 1,4fache grösser ist, beträgt die Oberfläche nur das 1,25fache von der des kleineren Eies. Das grössere Ei ist also in Betreff der Aufnahme von Sauerstoff nicht so günstig gestellt wie das kleinere und gebraucht daher zu seiner Entwicklung auch eine längere Zeit.

Wenn ich im Vorstehenden an einzelnen Beispielen den Nachweis zu erbringen versucht habe, dass über einer für jede Art besonders zu bestimmenden Schwelle das Produkt aus mittlerer Temperatur und Inkubationsdauer eine gewisse Konstanz zeigt, die natürlich innerhalb der durch individuelle Verschiedenheiten bedingten Grenzen schwankt, so erübrigt noch zu untersuchen, welche Bedeutung der Konstanz dieses Produktes zukommen könnte, und wie die Verschiedenheit der Schwelle bei den einzelnen Arten vielleicht zu erklären wäre.

Bei der Konstanz der Tagesgrade liegt der Gedanke nahe, dass es sich hier um eine ganz bestimmte Wärmemenge handelt, die nöthig ist, um die Entwicklung des Embryo vom befruchteten Keim an bis zum Ausschlüpfen zu ermöglichen. Die Schwelle wäre dann als diejenige Temperatur zu betrachten, unter welcher eine Entwicklung des betreffenden Eies nicht mehr stattfinden könnte, während bei der geringsten Steigerung der Temperatur über die Schwelle hinaus die Entwicklung vorwärts schreiten müsste. Handelt es sich wirklich um die

¹⁾ Die Nordsee-Expedition 1895. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Neue Folge. Bd. II. H. 2. 1897.

²⁾ Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. Wissensch. Meeresuntersuchungen. Bd. III. Abthl. Helgoland. 1900.

Zufuhr einer bestimmten Wärmemenge, so muss freilich berücksichtigt werden, dass nach keiner der 3 gebräuchlichen Thermometerskalen die zugeführte oder entzogene Wärmemenge dem Steigen oder Sinken der Temperatur proportional verläuft. Die Skala nach Dalton erfüllt diese Anforderung¹⁾; denn bei derselben sind die einzelnen Grade nicht der Ausdruck für eine Volumenänderung (eines vollkommenen Gases) in arithmetischer Reihe von einem bestimmten Null-Volumen aus, sondern sie geben die Zunahme in geometrischer Progression wieder, so dass alle einzelnen Grade denselben Werth haben. Hieraus folgt auch, dass von jeder beliebigen Schwelle aus die Temperaturen, natürlich wenn sie eine bestimmte Zeit auf eine bestimmte Masse gewirkt haben, in Dalton'schen Graden über dieser Schwelle die zugeführte Wärmemenge zur Darstellung bringen.

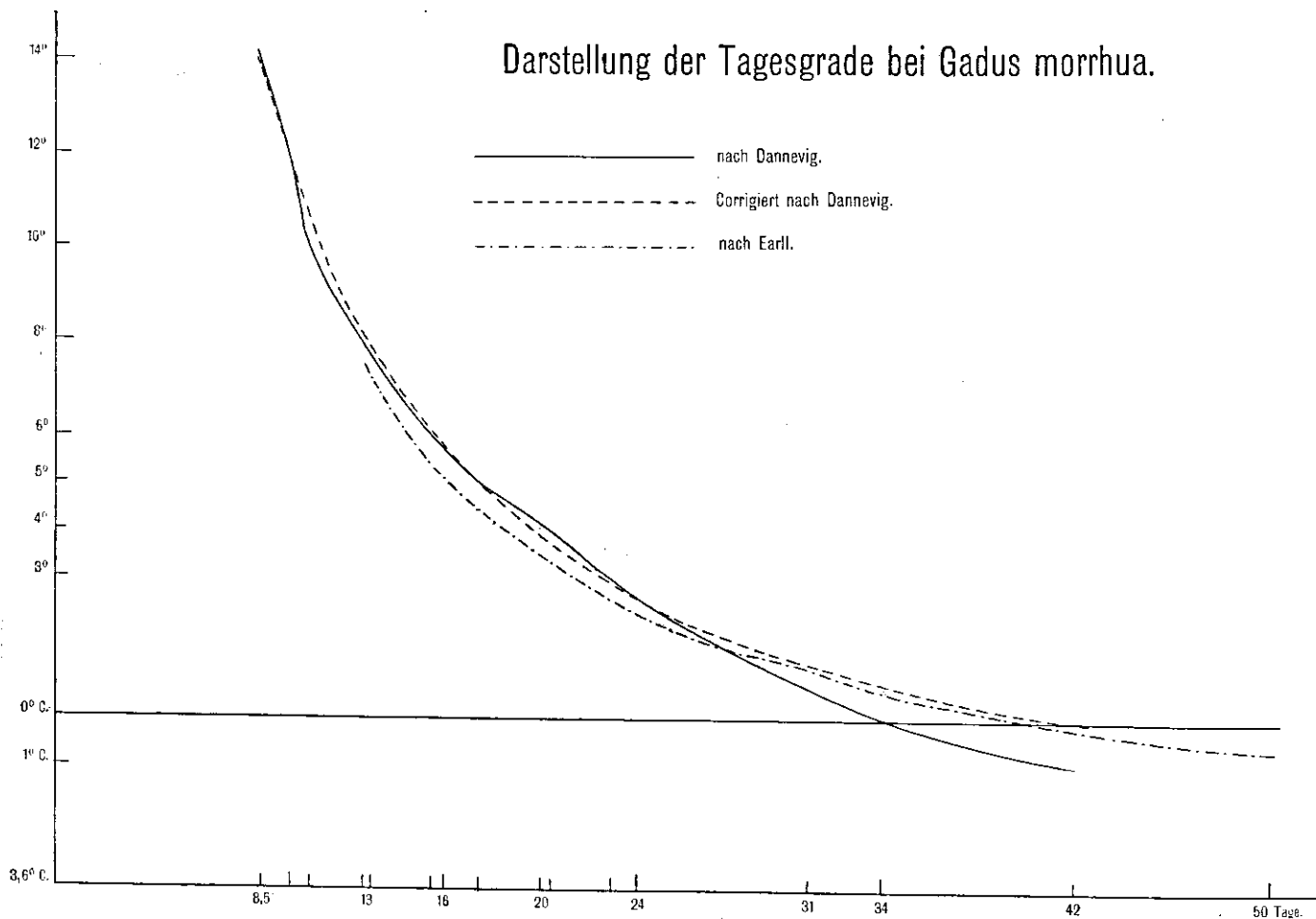
Praktisch ist dies hier freilich ohne Bedeutung. Denn bei den für die Entwicklung von Fischeiern in Frage kommenden Temperaturen sind die Grade der Centesimalskala nur wenig von den Dalton'schen verschieden, und die Bestimmung der Mitteltemperatur ist in unserem Falle schon so unsicher, dass die Umrechnung nur einen Grad von Genauigkeit vortäuschen würde, der wegen der Mangelhaftigkeit der Beobachtungen überhaupt nicht zu erreichen ist. Und dann muss man auch bedenken, dass bei Vorgängen in der organisirten Natur wohl bestimmte Gesetze vorliegen, dass dieselben aber schon wegen der individuellen Schwankungen in einer mathematischen Formel, die keinerlei Abweichung zulässt, einen nur angenäherten Ausdruck finden können.

Stellt man die Tagesgrade graphisch dar, indem man in einem rechtwinkligen Koordinaten-System auf der Abscissen-Achse die Zahl der Tage, auf der Ordinaten-Achse die Grade der hunderttheiligen Skala aufträgt, so erhält man unter Annahme absoluter Konstanz des Produktes eine Hyperbel, deren rechtwinklige Assymptoten durch die y-Achse und diejenige Gerade, welche der Temperatur der Schwelle entspricht, dargestellt werden. Alle Punkte dieser Hyperbel genügen der Voraussetzung der Konstanz der Tagesgrade; für das lebende Ei kommt aber natürlich nur ein ganz kurzer Abschnitt der Kurve in Betracht. Zunächst sind diejenigen Temperaturen von vornherein auszuschliessen, bei denen einerseits das Wasser, in dem sich die Eier entwickeln, gefriert, andererseits das Plasma des Eies wegen zu grosser Wärme abstirbt. Die untere dieser Temperaturgrenzen ist hauptsächlich vom Salzgehalt, die obere von irgend welchen unbekannten, aber für die einzelne Art charakteristischen Eigenschaften des Plasmas abhängig. Aber die Beschränkung in der Gültigkeit der Kurve muss noch weiter gehen, indem auch die Temperaturen auszuschliessen sind, bei denen keine normale Entwicklung mehr stattfindet. Im allgemeinen verläuft nämlich die Entwicklung bei relativ hohen wie niederen Temperaturen insofern nicht mehr regelmässig, als eine grosse Zahl der Eier frühzeitig abstirbt, nachdem schon einige Zeit vor'm Absterben sich Abweichungen gezeigt haben, die bei der Entwicklung unter mittleren Temperaturen nicht oder nur ganz vereinzelt beobachtet werden. Solche Abweichungen können verschiedener Art sein. Bei *Pleuronectes platessa* kommt es beispielsweise sehr häufig vor, dass bei sonst ganz regelmässiger Ausbildung eines Stadiums die Dotterhaut an irgend einer

¹⁾ Vgl. hierzu: K Schreber, Die absolute Temperatur. Mittheilungen aus dem naturwissensch. Verein in Greifswald. 29. Jahrg. 1897.

Stelle eine Einbuchtung erhält. Um die hierbei entstehende Falte sammelt sich dann sehr bald eine trübe aussehende Masse, sodass die zur ungestörten Entwicklung nothwendige Lage des Eies hierdurch eine Aenderung erfährt und der Keimstreifen, anstatt in den unteren Abschnitt des schwimmenden Eies, auf die Seite oder nach oben zu liegen kommt. Auch Oeltröpfchen, die leicht an der Stelle sich bilden, wo die Embryonalanlage mit dem Dottersack in Verbindung steht, können wegen ihres geringen spezifischen Gewichtes eine ungünstige Veränderung der Gleichgewichtslage hervorrufen. Hier ist aber jedenfalls die Bildung der Oeltröpfchen allein schon ein Zeichen für den Eintritt einer abnormen Entwicklung.

Da in der Freiheit das Laichgeschäft doch in der Regel nur zu solchen Zeiten vor sich geht, denen eine für die Entwicklung günstige Temperatur folgt, so werden Misbildungen, die auf den Einfluss der Temperatur zurückzuführen sind, hierbei kaum vorkommen. Findet bei ungünstiger Temperatur doch eine Entwicklung einzelner Eier statt, wie das beim Experiment mit künstlich befruchteten Eiern im Aquarium ja bisweilen geschieht, so wird die für die Tagesgrade sich ergebende Kurve an diesen Punkten mehr oder weniger weit von derjenigen abweichen, die die Konstanz der Tagesgrade zum Ausdruck bringt. Die nachstehende Figur enthält die



Kurven, welche nach den Angaben von Dannevig und von Earll für die Tagesgrade bei *Gadus morrhua* sich ergeben. Ausserdem ist die Hyperbel eingezeichnet, die sich als Mittel

aus der Dannevig'schen Kurve darstellt. Das Stück der Dannevig'schen Kurve zwischen der Inkubationsdauer von 23 und 42 Tagen weicht hier bedeutend ab. Zwischen diesen beiden Inkubationsdauern liegen aber von diesem Beobachter keine weiteren vor, und es ist oben schon gezeigt worden, dass die Entwicklung bei -1°C , für welche Dannevig eine Dauer von 42 Tagen festgestellt hat, so grosse Abweichungen erkennen lässt, dass die Temperatur von -1°C für die Erkenntniss von Beziehungen zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer besser unberücksichtigt bleibt. Earll hat bei $-0,6^{\circ}\text{C}$ (31°F) noch eine Inkubationsdauer von 50 Tagen gefunden, und seine Kurve passt sich sehr gut an die aus den übrigen Dannevig'schen Werthen abgeleitete Hyperbel an. Der Verlauf dieser Kurve spricht auch dafür, dass der Durchmesser der Eier, deren Entwicklung Earll beobachtet hat, kleiner gewesen ist als derjenige bei den von Dannevig untersuchten.

Was den grossen Unterschied in den Schwellenwerthen für die einzelnen Arten anlangt, so muss zunächst darauf hingewiesen werden, dass bei den Süsswasserlaichern, speziell bei den Salmoniden, die Schwelle immer ziemlich genau auf 0°C fällt. Hieraus erklärt sich auch, warum bei der Züchtung von Süsswasserfischen zuerst die Entdeckung gemacht worden ist, dass die Tagesgrade eine gewisse Konstanz zeigen. Hier brauchte eben keine besondere Schwelle gesucht zu werden, die „Wärmesumme“ konnte daher als absolutes Maass für die in Form von Wärme zugeführte Energie angesehen werden. Rechnet man allerdings in den zahlreichen über die Entwicklung von Lachs und Forelle vorhandenen Tabellen, welche den Einfluss der Temperatur auf die Dauer der Entwicklung darstellen, nach der angegebenen Methode die Tagesgrade aus, so weichen fast stets die erhaltenen Zahlen bei den niedersten wie bei den höchsten Temperaturen vom Mittelwerth nicht unerheblich ab. Man findet aber neben den einzelnen Angaben häufig die Bemerkung, dass bei diesen Temperaturen nur ein relativ geringer Prozentsatz der Larven zum Ausschlüpfen kommt. Herr Giesecke, Geschäftsführer der Landwirthschaftskammer Hannover, theilt mir auf eine Anfrage über seine diesbezüglichen Beobachtungen an Salmonidenbrut mit, dass er einen ungünstigen Einfluss auf die Entwicklung schon dann wahrgenommen habe, wenn die Temperatur unter 1°R gesunken war, und er bezeichnet als normales Brutwasser für Lachseier solches von einer Temperatur von 1° bis 6°R . Wenn in den Tabellen das Temperaturmittel zu 2°R angegeben ist, so wird man bei der sehr langen Entwicklungsdauer der grossen Salmonideneier (Lachseier entwickeln sich bei 2°R in etwa 210 Tagen) mit Bestimmtheit annehmen müssen, dass die Temperatur bei dem betreffenden Versuch öfters bez. längere Zeit weniger als 1°R betragen hat. Andererseits erwähnt Giesecke, dass die Fischchen, wenn sie bei 8° bis 10°R ausgebrütet sind, sehr matt sind, und dass Krüppelbildung bei ihnen die Regel ist. Für die allerdings ziemlich enge Grenze von 2°C bis etwa 9°C sind die Tagesgrade über der Schwelle von 0°C bei den einzelnen Salmonidenarten jedenfalls sehr konstant.

Für *Pleuronectes flesus*, die Flunder, berechnet sich aus 4 Beobachtungsreihen von Dannevig die Schwelle zu $-1,6^{\circ}\text{C}$. Die Inkubationsdauer ist hier eine sehr kurze, bei $6,3^{\circ}\text{C}$ beträgt sie 6,5 Tage, bei $12,2^{\circ}\text{C}$ 3,7 Tage. Der Grund hierfür ist ein zweifacher. Einmal sind die Eier der Flunder ziemlich klein, im Durchmesser etwa 1 mm, und dann schlüpfen die jungen Fischchen in einem sehr frühen Stadium aus. Heincke und Ehrenbaum

erhalten im Gegensatz zu Dannevig verhältnissmässig hohe Werthe für die Inkubationsdauer, nämlich bei $5,5^{\circ}\text{C}$ 10 Tage, bei $13,5^{\circ}\text{C}$ noch 4 Tage. Für die Temperatur von $5,5^{\circ}$ ist angegeben, dass das Tagesmittel aus je 3 Ablesungen, und zwar um 9 h. a, 12 h. m und 6 h. p gewonnen ist, und es wird hervorgehoben, dass dieses Tagesmittel in Folge der 3 maligen Ablesung zuverlässiger sei als für die anderen 3 Beobachtungsreihen. Die Nachttemperaturen sind hierbei also garnicht berücksichtigt, ohne dass angegeben ist, dass das Minimum durch die Ablesung von 9 h. a noch mit zur Geltung komme. Auf jeden Fall muss angenommen werden, dass die höheren Temperaturen durch die 2 Ablesungen um 12 h. m und 6 h. p stärker berücksichtigt sind, als die niederen, woraus sich vielleicht die grosse Abweichung von den Dannevig'schen Zahlen erklären lässt. Die Angaben von Heincke und Ehrenbaum erscheinen deshalb für die Festsetzung der Schwelle wenig geeignet. Ausserdem verläuft hier die Reihe der Tagesgrade ganz unregelmässig. Die 3 von den Autoren selbst in Bezug auf Genauigkeit nicht so hoch bewertheten Versuche mit höheren Temperaturen ergeben z. B. bei allen 3 Kombinationen eine ganz identische Schwelle von je $+1,9^{\circ}\text{C}$, während unter Hinzuziehung der 4. Serie die Schwelle auf $+0,7^{\circ}\text{C}$ herabgedrückt wird. Jedenfalls ist aus den Angaben beider Beobachtungen zu ersehen, dass die Schwelle ziemlich hoch liegt. Wegen der Uebereinstimmung, die sich aus den Beobachtungen von Earll und von Dannevig für die Schwelle bei *Gadus morrhua* ergeben hat, muss ich annehmen, dass für *Pleuronectes flesus* die Angaben von Dannevig der Wirklichkeit näher kommen, als die von Heincke und Ehrenbaum, und dass daher die Schwelle für diese Art zunächst auf $-1,6^{\circ}\text{C}$ zu verlegen ist.

Für *Pleuronectes platessa* ist die Schwelle oben zu $-2,4^{\circ}\text{C}$ bestimmt worden; nach der Annahme, dass bei der Temperatur direkt über der Schwelle schon eine Entwicklung stattfinden muss, wenn nicht ein mechanisches Hinderniss, wie das Gefrieren des Wassers, vorliegt, müsste es auch in hohem Masse wahrscheinlich sein, dass ein bei etwa $-2,4^{\circ}\text{C}$ eingefrorenes Schollenei nicht abstirbt. Vereinzelt habe ich nun die Bemerkung gefunden, dass Fischeier absterben, wenn sie einmal eingefroren waren; über eine gegentheilige Beobachtung ist mir aber nichts bekannt geworden. Durch einen Zufall habe ich nun selbst konstatiren können, dass ein Einfrieren der Eier von *Pl. platessa* die Weiterentwicklung derselben unter Umständen nicht gefährdet. Bei einer Fahrt im Januar 1901 fischten wir in der Kieler Bucht mit dem Vertikalnetz eine ganze Anzahl Schollen-Eier. Die Lufttemperatur war sehr niedrig, -10°C , sodass in dem Gefäss, in dem der Fang aufbewahrt war, das Wasser bald völlig gefror. Nach dem Aufthauen im Institut konnte festgestellt werden, dass die Stadien in der Entwicklung verschieden weit fortgeschritten waren. Während bei einzelnen erst 16 oder 32 Zellen gebildet waren, liessen andere schon die Augenlinsen und seitlichen Flossen des Embryo erkennen. Jedenfalls entwickelten sich sämmtliche Eier ganz normal, und es kamen die Larven auch fast alle zum Ausschlüpfen. Leider habe ich es unterlassen zu bestimmen, wie tief die Temperatur in dem Gefäss gesunken war und ob sie weniger als $-2,4^{\circ}\text{C}$ betragen hat. Aus dieser Beobachtung geht aber doch hervor, dass das Einfrieren von Schollen-Eiern ohne Schädigung ertragen werden kann; bis zu welcher Temperatur, muss zunächst eine offene Frage bleiben.

Die Schwelle bei *Gadus morrhua* stellt sich noch viel niedriger als bei *Pleuronectes platessa*, nämlich zu $-3,6^{\circ}$ bez. $-3,4^{\circ}$ C.

Es kann wohl kaum als Zufall angesehen werden, dass bei den Süßwasserfischen die Schwelle ungefähr bei 0° C liegt, während sie bei Seefischen unter diese Temperatur sinkt. *Pleuronectes flesus*, bei dem sich auch noch eine ziemlich hohe Schwelle findet (wahrscheinlich $-1,6^{\circ}$ C), soll gelegentlich selbst im Brackwasser noch laichen; jedenfalls pflanzt sie sich in der Ostsee auch noch östlich von Rügen regelmässig fort, während dies für *Pl. platessa* nur für den stärker salzigen westlichen Theil festgestellt ist. Wie weit die Uebereinstimmung zwischen Schwelle und Gefrierpunkt des Wassers geht, in dem ein Fisch zu laichen pflegt, muss hier unerörtert bleiben, da die Grundlagen zu irgend welchen sicheren Schlüssen noch viel zu mangelhaft sind. Immerhin sei angedeutet, dass möglicherweise die Schwelle auch einen Anhalt dafür geben könnte, ob ein Hochseefisch von Formen abstammt, die selbst das freie Meer bewohnten, oder ob seine Vorfahren mehr in brackischem Wasser oder in schwach-salzigen Binnenmeeren, wie die Ostsee ein solches darstellt, gelebt haben.

Während des Druckes der vorliegenden Arbeit erschien ein Aufsatz von Wallich, „A method of recording egg development, for use of fish-culturists“¹⁾, in der ältere Untersuchungen nicht erwähnt sind. Was der Verfasser als „temperature unit“ eingeführt hat, deckt sich völlig mit dem, was von früheren Autoren als „Wärmesumme“ bezeichnet wurde; auch die Art der Berechnung durch Addirung der einzelnen Tagesmittel stimmt mit den älteren Methoden genau überein. Werthvoll an der Arbeit ist die grosse Zahl von Untersuchungsreihen, auf Grund deren die Wärmesumme für „quinnat salmon“ (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum) auf 900 (nach Fahrenheit), also auf 500 Tagesgrade nach der Centesimalskala festgelegt wird.

¹⁾ U. S. Commission of Fish and Fisheries. Part XXVI. Report of the Commissioner for 1900. Washington 1901.

Bemerkung zu Tafel VI.

Die Tafel enthält die Wiedergabe von Photographien lebender Eier von *Pleuronectes platessa* unter Beifügung der Tagesgrade, die zur Erzielung der betreffenden Stadien nöthig sind. (cf. p. 223, 24).

Durch ein Versehen des Lithographen ist Fig. 10 verkehrt eingesetzt.

